动 物 学 研 究 2002, Oct. 23 (5): 437~443 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

综 述

蚂蚁与蚁运植物的互惠共生关系

张智英[1], 李玉辉[2], 赵志模[3]
(1. 云南大学 生态学与地植物学研究所, 云南 昆明 650091; 2. 云南师范大学 地理系, 云南 昆明 650092;
3. 西南农业大学 植物保护系, 重庆 400716)

摘要: 蚁运植物 (myrmecochore) 即指种子靠蚂蚁携带散布的植物。在长期的协同进化中, 蚂蚁与蚁运植物形成了互惠共生关系。由于蚁运植物种子上附生有蚂蚁喜食的油质体, 蚂蚁取食油质体后, 将种子丢弃在蚁巢附近, 从而使植物得以扩散。蚁运植物广布全世界, 但主要分布在澳大利亚和南非。蚂蚁主要搬运草本植物和部分灌木植物的种子。对蚂蚁与蚁运植物互惠共生关系的研究表明: 蚂蚁的搬运有利于保护和传播植物种子; 蚁巢有利于种子萌发、出苗和建群; 蚂蚁的搬运是影响某些温带森林群落结构的重要因素之一; 蚂蚁与蚁运植物互惠共生对自然群落的恢复有重要作用。

关键词: 蚂蚁; 蚁运植物; 种子; 传播; 互惠共生
中图分类号: Q969.554.1; Q958.12 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254-5853(2002)05-0437-07

Mutualism Between Ants and Myrmecochores

ZHANG Zhi-ying[1], LI Yu-hui[2], ZHAO Zhi-mo[3]
(1. *Institute of Ecology and Geobotany*, *Yunnan University*, *Kunming* 650091, *China*;
2. *Department of Geography*, *Yunnan Normal University*, *Kunming* 650092, *China*;
3. *Department of Plant Protection*, *Southwest Agricultural University*, *Chongqing* 400716, *China*)

Abstract: A myrmecochore is the plant whose seed is dispersed by ants. During long coordinating evolution, a mutualism has been developed between the ants and myrmecochores. The relationship between them means the following: ① myrmecochores develop elaiosome which is an external appendage on seeds and ants' favorite food; ②ants eat the elaiosome and leave the seed nearby their nests, which results in such plants dispersing. Myrmecochores distribute worldwide, but a great number of them have been mainly discovered in Australia and South Africa. Seeds removed by ants are mainly ones of herbs and shrubs. The study on the mutualism has showed that the seed dispersal by the ant is favorable for the seed protection, and ants' nests are good for the seed germinating, seedling and community formation. The seed dispersal by the ant is an important factor affecting some communities' structure of temperate forests. The mutualism also plays an important role in restoration of natural communities.

Key words: Ant; Myrmecochore; Seed; Dispersal; Mutualism

自然生态系统中, 种子的传播有助于植物的繁衍、迁移与扩散。经过长期的进化, 植物形成了由不同媒介传播种子的特性。传播媒介有风力、重力和动物等, 其中动物传播种子的作用最大。动物传播又可分为昆虫传播、鸟类传播和哺乳类传播等 (Sernander, 1906; 李宏俊和张知彬, 2000; 鲁长虎, 2001)。

鸟类和部分哺乳类对种子的传播方式属于消化道传播, 还有的哺乳类 (如啮齿类) 对种子的传播为贮食传播 (鲁长虎, 2001)。蚁类除少数为贮食传播外, 大多数与植物演化成互惠共生关系, 即蚁运植物种子上附生有吸引蚂蚁搬运取食的油质体 (elaiosome), 蚂蚁在搬运取食中使植物种子得以扩散。蚁运植物 (myrmecochore) 即指靠蚂蚁传播种

收稿日期: 2002-02-01; 接受日期: 2002-05-09
基金项目: 中国科学院重大项目 (KZ951-A1-104); 云南省自然科学基金资助项目 (99D0004R); 云南大学科研基金资助项目

子而得以扩散的植物（Sernander，1906）。

不同动物的传播各具特点。由动物消化道传播的主要是乔木树种，其果实富含果肉，种子被传播的距离远，但传播的地点是随机的，种子可能被传到水、岩石等不利于萌发的生境。啮齿类是种子的纯捕食者，但它可通过贮食行为对种子起传播作用，主要传播乔木、灌木等坚果、球果的种子，当然传播的距离比鸟类的要近得多（鲁长虎，2001）。蚂蚁主要传播草本和一些灌木的种子，传播种子的距离较短，但由于两者形成了互惠共生关系，因而被认为在生态和进化上都具有重要的意义（Davidson & Morton，1981a；Beattie，1985；Hanzawa *et al*.，1988）。

自20世纪初以来，蚂蚁与蚁运植物互惠共生关系一直吸引着大批昆虫学家和植物学家投身该领域研究，直到目前仍是研究的热点（Willmer & Stone，1997；Davidson，1997；Bronstein，1998；Morales & Heithaus，1998；Gorb & Gorb，2000；Christian，2001）。已召开了几次相关的国际学术会议，出版了有关专著（Beattie，1985；Bucley，1982；Huxley & Cutler，1991）。现就蚂蚁与蚁运植物互惠共生关系的研究综述如下。

1 蚁运植物种类、分布及种子形态特征

自Sernander（1906）发现蚁运植物以来，蚁运植物在全世界许多地方都相继有了报道。Berg（1975）发现澳大利亚有1 500种蚁运植物；Milewski & Bond（1982）报道南非有1 300种蚁运植物；其他国家和地区也有报道（Ulbrich，1939；Beattie，1985）。据已知种类分析，蚁运植物已进化了许多年代，而且是独立进化的（Bond & Slingsby，1983）。

蚁运植物分布有一定的空间集中性：以澳大利亚和南非发现最多，并主要分布在土壤极为贫瘠的硬叶植被中；在土壤营养丰富的地方，大量的植物果实具有果肉，种子为脊椎动物传播，因而蚁运植物较少。至于为什么蚁运植物在澳大利亚和南非如此普遍？Bond & Slingsby（1983）认为，这两个国家的蚂蚁种类特别丰富，无处不在是其原因之一；此外，两个国家的森林都频繁受到火灾的干扰（火灾较频繁的森林6～40 a就发生一次大火），而受蚂蚁保护的蚁运植物可避免大火对种子的破坏。

观测表明，蚁运植物种子的形态适于蚂蚁搬运；而且被蚂蚁传播的种子均有一个附着的、可被蚂蚁取食的乳白色食物体、又称油质体（Sernander 1906）；种子成熟后便掉落于土壤和凋落物中，适于蚂蚁搬运。蚂蚁传播的种子大小在2 mm × 2 mm ～10 mm × 6 mm；通常搬运种子的蚂蚁个体较小，它们靠触角探知种子；因此，小的种子不易被蚂蚁发现，而大的如山龙眼科（Proteaceae）的种子最容易被蚂蚁发现和搬运。此外，蚂蚁传播的种子一般很硬，并且有一个光滑的表面，适于蚂蚁传播（Bond & Slingsby，1983）。

此外，某些植物传播方式的改变也导致其种子形态上的变化（Kaufmann & Mckey，1991）。如一些植物的种子原由鸟类或其他脊椎动物传播改由蚂蚁传播，在这类植物中存在着适于这两种传播方式的种子形态结构。如一种榕树的外果皮作为吸引蚂蚁的油质体，不会因为通过食果鸟类的肠道而受到影响，表明该榕树种子在形态上已产生了首先由脊椎动物传播，然后再由蚂蚁传播的双重适应机制。

2 搬运种子的蚂蚁种类及蚂蚁在森林群落结构中的作用

搬运种子的蚂蚁种类较多，但主要以切叶蚁亚科盘腹蚁属（*Aphaenogaster*）和蚁亚科蚁属（*Formica*）为主，其次为切叶蚁亚科大头蚁属（*Pheidole*）和红蚁属（*Myrmica*）。在中国云南西双版纳和思茅地区景谷县，共发现12种蚂蚁搬运的舞草（*Codariocalyx motorius*）种子，其中以切叶蚁亚科大头蚁属为主，而该属的伊大头蚁（*Pheidole yeensis* Forel）是最重要的舞草种子搬运者（Zhang，2001）。

蚂蚁的活动影响植被类型（Ulbric，1939；Malozemova，1970；Beattie & Culver，1977；King，1977a,b,c）。在纽约的温带森林，蚂蚁帮助近1/3的草本植物扩散，而这些草本植物构成了地上生物量的40%（Handel *et al*.，1981）。在美国维吉尼亚州西部10个森林样地随机调查的草本植物及蚂蚁活动分析显示，蚁运植物约占草本植物的30%，蚂蚁的活动情况是该调查样地蚁运植物数量的最好指示物，蚂蚁的活动与所有草本植物的种类丰富度有一定的相关性。结论认为蚂蚁是影响某些温带森林群落结构的一个重要因素（Beattie & Culver，1981）。此外，Christian（2001）在南非凡波斯（fynbos）灌木地带研究发现，由于一种外来的不会

埋藏植物种子的阿根廷蚁取代了与植物有互惠共生关系的本地蚁后，依赖本地蚁埋藏种子的植物在大火过后不再萌发，从而影响到植物群落。

3 蚁运植物种子命运模型

植物种子在蚁运的过程中，种子的命运是蚂蚁与蚁运植物互惠共生的关键问题之一。Hughes & Westoby（1992）利用 Price & Jenkins（1986）的途径分析方法构建了一个种子命运模型（the model of the fates of seeds），该模型（图 1）综合了产生油质体的种子生命中可能出现的事件。当一粒种子落到地上时（框 1），或留在原地（框 2）或被有机物体移走（框 3）。事实上所有带油质体的种子在落下后的 1～2 d 即被蚂蚁移走，未被移走的极少，被其他动物移走的也极少；因此从框 1 到框 2 和从框 3 到框 5 的种子非常少，而少数被诸如老鼠和鸟类等动物移走的种子也很可能被吃掉了。种子一旦被蚂蚁搬运，其命运便将明显改变。它们或被搬运到蚁巢（框 6），或被丢在途中（框 7）；到达蚁巢的种子或被丢弃在巢外（框 8），或被吃掉（框 9），或留在巢里被包埋。在蚁巢环境里，火烧后许多产油质体的种子萌发，不过在火烧过程中包埋太浅的种子可能被烧死，而包埋低于临界深度的种子亦不足以打破休眠状态；因此包埋在蚁巢里的种子可以分为包埋深度适宜萌发和出苗的（框 10）和包埋深度不适宜萌发和出苗的（框 11）两类。处于适宜萌发深度的种子也许在下次火烧前死亡（框 12），或下次火烧前萌发（框 13），或保留活性但不萌发（框 14）。一旦种子萌发，在出苗期间或死亡（框 15），或成功出苗（框 16）。最后，出土的幼苗或死亡（框 17），或定植（框 18）。

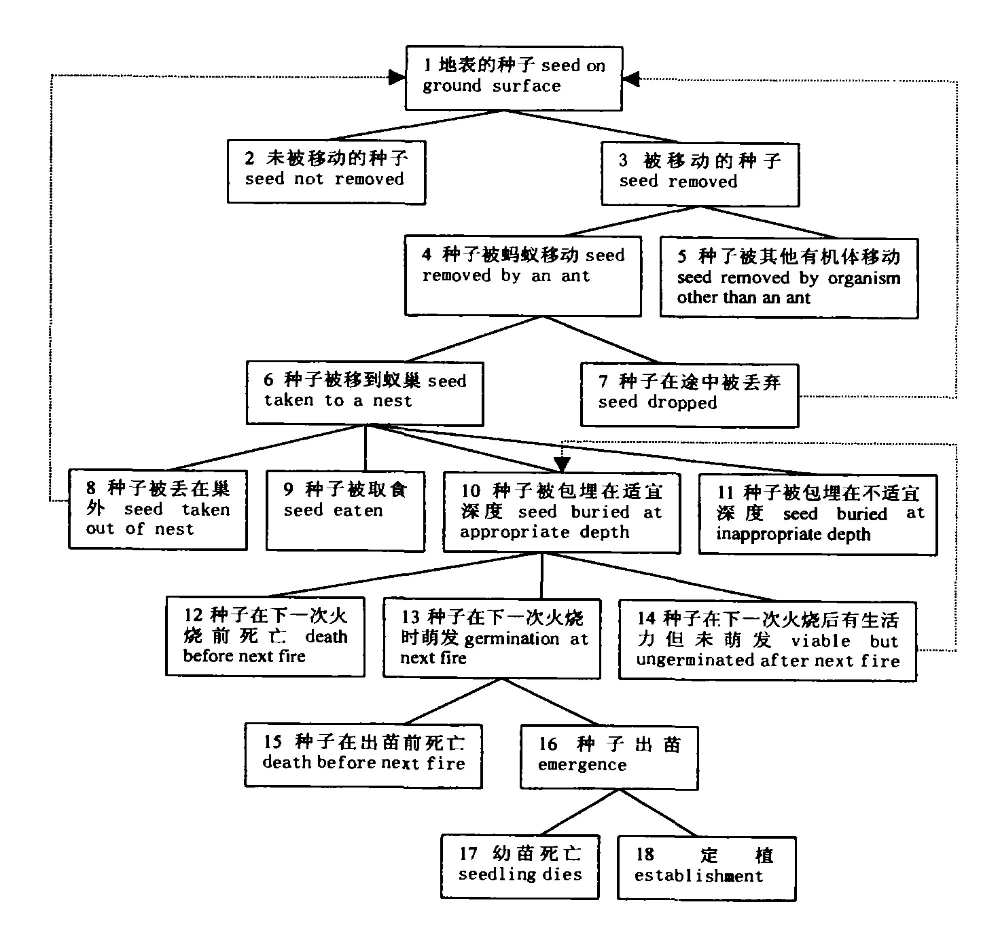


图 1 蚁运植物种子命运模型框图

Fig.1 Fate diagram describing the hypothetical fates of seeds adapted for dispersal by ants

引自 Hughes & Westoby (1992)。

From Hughes & Westoby (1992).

上述蚁运植物种子命运的模型是 Hughes & Westoby (1992) 针对澳大利亚频繁火烧的生境及收获蚁或切叶蚁搬运种子的方式而描绘的。对该模型需要说明的是，除收获蚁和切叶蚁外，其他搬运种子的蚂蚁一般都不取食种子，因此框 9 有时是不存在的；而对于没有火烧的地点，还应该排除火烧因素对种子命运的影响。

4 蚂蚁传播种子的效率及其测定方法

蚂蚁传播种子的效率（removal rate of seed, RRS）是两者互惠共生效应的直接体现。现有研究表明：搬运效率与蚂蚁种类、地点和蚁运植物种类具有密切关系（Pacini, 1990; Bond & Stock, 1989; Hughes & Westoby, 1990）。在中国云南西双版纳，搬运效率与蚂蚁种类、气候等有关（张智英等，2001）。

测定蚂蚁传播种子效率的传统方法是将测试种子直接放在试验样地，观察记录单位时间里蚂蚁移动的种子数量。但该方法特别费时，也不适于连续不断地观察，并且研究样地也受到极大限制（Beattie, 1985; Andersen, 1988; Hanzawa *et al*., 1988）。用放射性同位素标记种子，然后用探测器搜索种子的位置是另一种测定方法，该方法的优点在于当埋藏的种子被再次扩散时，仍能够找到它的位置；但在野外条件下标记容易消失（Winn, 1989），而且使用放射性同位素不太安全，还会污染环境。Bossard (1990) 发明了一种新技术，即用荧光粉标记种子，然后利用紫外光来重新发现种子的位置，进而达到跟踪蚂蚁传播移动种子的目的。他在加尼福利亚 Eldorado 国家森林公园进行的试验中，用带颜色的快干荧光粉标记一种木质杂草（*Cytisus scoparius* L.）的种子，标记时不能将荧光粉喷在油质体上。在最初的试验中，没有发现标记过的种子的移动率与未标记的有明显不同（$\chi^2 \leqslant 1.91$, $P > 0.05$），说明荧光粉对移动率没有影响，也表明标记过有颜色的种子并没有因此更吸引脊椎动物。该方法适合于植被稀疏和枯枝落叶较少的生境，在植被茂密的地方，由于观察起来特别费时，因而不适宜用该方法。

5 蚂蚁传播种子的生态学意义

Harper (1977) 指出，植物传播的成功必须依赖于种子被移送到一个安全的地点，该地点不仅具有或存在这类植物能容忍的生态条件，而且是一个不会被捕食和受到其他危害的场所，还应该是一个有利于种子萌发和幼苗生长的环境。大量研究表明，蚁巢基本具备上述条件；因此，与蚂蚁建立互惠共生关系，应是植物达到成功传播目标的最有效的途径。而植物通过演化所形成的含油质体的种子，能够吸引蚂蚁搬运和取食；显然，蚂蚁能从相互作用中得到益处。从而，使得两者逐渐建立了稳定的互惠共生关系。有关蚂蚁传播种子，使植物得以扩散的生态学意义主要有以下几种假说。

5.1 逃避捕食

该假说认为蚂蚁的搬运使种子逃离容易遭受捕食和其他危害的场所（Culver & Beattie, 1978; O'Dowd & Hay, 1980; Janzen, 1970; Harper, 1977）。许多研究显示，当植物果实（荚）裂开释放种子后，种子若未被蚂蚁及时发现和搬运，则将被其他动物，特别是啮齿类动物吃掉，种子损失在 30% ~ 86%（O'Dowd & Hay, 1980; Heithaus, 1981; Turnbull & Culver, 1983; Bond & Breytenbach, 1985; Kjellsson, 1985; Slingsby & Bond, 1985; Gibson, 1993b）。在维吉尼亚西部森林，种子被食率很高，而该地区鼠类的密度也很高，每公顷有 500 多个个体（Larsen, 1980）。在瑞典北方森林群落里，鼠类也消耗掉许多 *Melampyrum pratense* 种子（Ericson, 1977）。在荷兰，啮齿类取食一年生种子，使其产量损失 64% ~ 87%（Masselink, 1980）。在南非 Cape 省，啮齿类对种子的取食率也很高。在对大量的山龙眼科蚁运植物种子的研究中发现，排除蚂蚁的作用后，啮齿类显示出对种子较高的捕食率（Bond & Slingsby, 1983）。Howe & Smallwood (1982) 用增加与母株距离而提高幼苗存活的试验，也支持了这种逃避捕食假说。

然而，Andersen (1988) 指出，在澳大利亚蚁运植物分布最普遍的生境，蚂蚁本身就是种子最主要的捕食者（Andersen, 1987; Andersen & Ashton, 1985），因此可以不考虑逃避捕食假说。

5.2 蚁巢利于种子萌发、出苗和建群

Culver & Beattie (1978, 1980, 1983) 通过对堇菜属（*Viola*）蚁运植物的研究认为，蚂蚁巢是一个特别有利于种子萌发、出苗和建群的微环境。蚁巢与周围土壤比较，有更丰富的营养，如氮和磷含量更高。Gibson (1993a) 的研究表明，经蚂蚁搬运的 *Melampyrum lineare* 种子比随机定植的种子

萌发率高。蚁巢的光强度也明显比随机环境的高，而高强度的光照对 *M. lineare* 种子的存活和繁殖都有利。Gibson（1993a）还指出，尽管 *M. lineare* 主要生长在营养极为贫乏的土壤里，如 1 kg 土壤所含的总磷低于 40 mg（Shetron，1969），但潮湿的微环境比富集营养的地方对其更重要。Heinricher（1917）认为 *Melampyrum* 属中寄生现象的进化便源于营养竞争压力的驱使，因此对于 *M. lineare* 来说，将种子传播到富集营养的地方是一个多余的策略。此外，尽管 *M. lineare* 主要生长在干燥地区，但要维持生活力，它的种子却需要保持一定的湿度（Piehl，1962；Cantlon *et al*.，1963）。因此，蚂蚁巢适宜的湿度对 *M. lineare* 非常重要（Gibson，1993a）。Hanzawa *et al*.（1988）研究指出，蚂蚁的传播并没有增加个别植株的繁殖力，但却明显地促进了植株的存活率。King（1977a）发现毛蚁属 *Lasius flavus* 的巢与邻近土壤相比，钾的含量较高而氮的含量较低。Czerwinski *et al*.（1971）和 Petal（1978）也发现，*L. flavus* 和毛蚁属其他种类及红蚁属蚁巢里的氮、磷、钾含量都较高。Davidson & Morton（1981b）也发现，在 *Rhytidoponera* 蚁巢里磷和氮的含量较高。研究还发现蚁巢与周围土壤在温度、多孔性、湿度、pH 值、有机物含量、矿物质成分、微生物多样性和丰富度等方面都不相同（Talbot，1953；Scherba，1962；Petal *et al*.，1967；Wilson，1971；Malozemova & Koruma，1973；Haines，1975；Wells *et al*.，1976；King，1977a，b，c；Petal，1978；Beattie & Culver，1983）。在富含营养的蚁巢里幼苗生长的速度更快（Culver & Beattie，1980；Hanzawa *et al*.，1988）。但也有一些研究认为，蚁巢的营养并不比周围环境的营养更丰富（Majer，1982；Westoby *et al*.，1982；Rice & Westoby，1986）。

Malozemova（1970）在 Borousk 山发现，*Formica* 蚁巢四周 1.5 m 范围内的植物种类和丰富度达到高峰。Beattie & Culver（1977）在伊利诺沙砾大草原发现，*F. obscuripes* 蚁巢也有非常相似的情况。但 Culver & Beattie（1983）却发现，一些蚁巢上的植被与附近的植被没有明显的区别。

5.3 逃避火烧

许多蚁运植物生长在频繁火烧的生境中，蚂蚁的搬运使种子得以逃避火烧。Gibson & Good（1987）注意到，蚁运植物 *M. lineare* 和 *M. pinusechata* 的幼苗主要生长在苔藓和地衣斑块上。这是由于蚂蚁将种子搬运到地衣和苔藓覆盖的地方，使其在频繁的火灾中保留下来而免遭烧坏。其他的研究也表明，蚂蚁的搬运可使蚁运植物避开火烧的影响（Berg，1975，1983；Majer，1982；Milewski & Bond，1982；Westoby *et al*.，1982；Bond & Slingsby，1983；Yeaton & Bond，1991）。

此外，Handel（1978）认为蚁巢是蚁运植物避开与亲缘关系较近的非蚁运植物竞争萌发微环境的港口。Andersen（1988）认为蚂蚁传播的距离可能便是澳大利亚蚁运植物所获得的利益以及一些还不为人所知的其他利益。

6 存在问题及中国的研究现状

互惠共生是一种共生双方均获利益的共生关系。但在蚂蚁与蚁运植物互惠关系中，针对植物从共生关系所获利益的研究较多，并在许多方面显示出植物所获的利益；但就蚂蚁所获利益的研究却很少（Beattie，1991）。该问题同样存在于蚂蚁与植物的其他互惠关系研究中，如蚂蚁为植物授粉，而花粉对于蚂蚁种群数量的影响就少有资料报道。究其原因，可能是因为蚂蚁为社会性昆虫，其生活习性复杂，生活周期长，生活方式隐蔽，因而研究难度较大。近几年，Morales & Heithaus（1998）开展了蚂蚁在互惠共生关系中受到蚁运植物影响的研究。他们报道，当蚂蚁以蚁运植物作为食物时，其种群性比会发生改变。有关蚂蚁与蚁运植物相互作用的动态研究也较少，如蚂蚁种群数量周年变化对传播种子效率的影响，蚂蚁对植物群落的影响等。此外，在该领域的研究中均未涉及互惠对双方遗传的影响。如种子传播者对基因流的影响等。

中国有关蚂蚁与蚁运植物互惠共生关系的研究较少，仅见作者近年来的研究报道（张智英等，2001）。从国外报道的蚁运植物和相应的蚂蚁看，许多种类在中国没有分布，有的连属也未记载。但这并不意味着中国就没有相应的蚁运植物，只是这方面的研究开展得较少。作者初步研究发现，舞草（*Codariocalyx motorius*）和圆叶舞草（*Codariocalyx gyroides*）就是蚁运植物，这在国外就未见报道。中国幅员辽阔，自然条件复杂，植物种类多样，在世界植物区系中占有重要地位。除此之外，中国特有植物也很丰富（吴征镒，1983）。因此，在中国开展蚂蚁与蚁运植物互惠共生关系的研究，有益于

加深对生物多样性的认识，揭示物种协同进化规律，了解蚂蚁在生态系统中的作用，从而为生物多样性保护及森林恢复与重建提供理论依据。

参考文献：

Andersen A N. 1987. Effects of seed predation by ants on seedling densities at a woodland site in SE Australia [J]. *Oikos*, **48**: 171-174.

Andersen A N. 1988. Dispersal distance as a benefit of myrmecochory [J]. *Oecologia*, **75**: 507-511.

Andersen A N, Ashton D H. 1985. Rates of seed removal by ants at heath and woodland sites in Southeastern Australia [J]. *Australian Journal of Ecology*, **10**: 381-390.

Beattie A J. 1985. The Evolutionary Ecology of Ant-plant Mutualisms [M]. Cambridge: Cambridge University Press.

Beattie A J. 1991. Problems outstanding in ant-plant interaction research [A]. In: Huxley C R, Cutler D F. Ant-plant Interactions [M]. Oxford, UK: Oxford University Press. 559-576.

Beattie A J, Culver D C. 1977. Effects of the mound nests of the ant, *Formica obscuripes*, on the surrounding vegetation [J]. *American Midland Naturalist*, **97**: 390-399.

Beattie A J, Culver D C. 1981. The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of west Virginia forests [J]. *Ecology*, **62** (1): 107-115.

Beattie A J, Culver D C. 1983. The nest chemistry of two seed-dispersing ant species [J]. *Oecologia*, **56**: 99-103.

Berg R Y. 1975. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants [J]. *Aust. J. Bot.*, **23**: 475-508.

Berg R Y. 1983. Plant distribution as seen from plant dispersal: General principles and basic modes of plant dispersal [J]. *Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg*, **7**: 13-36.

Bond W J, Breytenbach G J. 1985. Ants, rodents and seed predation in Proteaceae [J]. *S. Afr. J. Zool.*, **20**: 150-154.

Bond W J, Slingsby P. 1983. Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape Province and its evolutionary implications [J]. *S. Afr. J. Sci.*, **79**: 231-233.

Bond W J, Stock W D. 1989. The costs of leaving home: Ants disperse myrmecochorous seeds to low nutrient sites [J]. *Oecologia*, **81**: 412-417.

Bossard C C. 1990. Tracing of ant-dispersed seeds: A new technique [J]. *Ecology*, **71** (6): 2370-2371.

Bronstein J L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism [J]. *Biotropica*, **30** (2): 150-161.

Bucley R C. 1982. Ant-plant Interactions in Australia [M]. The Hague: Junk Press.

Cantlon J E, Curtis J C, Malcolm W M. 1963. Studies of *Melampyrum lineare* [J]. *Ecology*, **44**: 466-474.

Christian C E. 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities [J]. *Nature*, **413**: 635-639.

Culver D C, Beattie A J. 1978. Myrmecochory in *Viola*: Dynamics of seed-ant interactions in some west Virginia species [J]. *Journal of Ecology*, **66**: 53-72.

Culver D C, Beattie A J. 1980. The fate of *Viola* seeds dispersed by ants [J]. *Am. J. Bot.*, **67**: 710-714.

Culver D C, Beattie A J. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow [J]. *Ecology*, **64**: 485-492.

Czerwinski A, Jakubcayk H, Petal J. 1971. Influence of ant hills on the meadow soils [J]. *Pedobiologia*, **11**: 277-285.

Davidson D W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants [J]. *Biol. J. Linn. Soc.*, **61**: 153-181.

Davidson D W, Morton S R. 1981a. Myrmecochory in some plants (*F. chenopodiaceae*) of the Australian arid zone [J]. *Oecologia* (Berlin), **50**: 357-366.

Davidson D W, Morton S R. 1981b. Competition for dispersal in ant-dispersed plants [J]. *Science*, **213**: 1259-1261.

Ericson L. 1977. The influence of voles and lemmings on the vegetation in a coniferous forest during a four-year period in Northern Sweden [J]. *Wahlenbergia*, **4**: 1-114.

Gibson W. 1993a. Selective advantages to hemi-parasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed-dispersal mutualism involving ants: Ⅰ. Favorable nest sites [J]. *Oikos*, **67**: 334-344.

Gibson W. 1993b. Selective advantages to hemi-parasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed-dispersal mutualism involving ants: Ⅱ. Seed-predator avoidance [J]. *Oikos*, **67**: 345-350.

Gibson D J, Good R E. 1987. The seedling habitat of *Pinus echinata* and *Melampyrum lineare* in oak-pine forest of the New Jersey Pinelands [J]. *Oikos*, **49**: 91-100.

Gorb E, Gorb S. 2000. Effects of seed aggregation on the removal rates of elaiosome-bearing *Chelidonium majus* and *Viola odourata* seeds carried by *Formica polyctena* ants [J]. *Ecological Research*, **15** (2): 187-192.

Haines B. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island [A]. In: Golley F D, Medina E. Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research [M]. New York: Springer-Verlag Press. 99-111.

Handel S N. 1978. The competitive relationship of three woodland sedges and its bearing on the evolution of ant-dispersal of *Carex pedunculata* [J]. *Evolution*, **32**: 151-163.

Handel S N, Fisch S B, Schatz G E. 1981. Ants disperse a majority of herbs in a mesic forest community in New York state [J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **108**: 430-437.

Hanzawa F M, Beattie S J, Culver D C. 1988. Directed dispersal: Demographic analysis of an ant-seed mutualism [J]. *Am. Nat.*, **131**: 1-13.

Harper J L. 1977. Population Biology of Plants [M]. New York: Academic Press.

Heinricher E. 1917. Zur physiologie der schmartotzenden Rhinantheen, besonders der halbparasitischen [J]. *Naturwissenschaft*, **8**: 115-119.

Heithaus E R. 1981. Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants [J]. *Ecology*, **62**: 136-145.

Howe H F, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **13**: 201-228.

Hughes L, Westoby M. 1990. Removal rates of seeds adapted for dispersal by ants [J]. *Ecology*, **71** (1): 138-148.

Hughes L, Westoby M. 1992. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation [J]. *Ecology*, **73** (4): 1285-1299.

Huxley C R, Cutler D F. 1991. Ant-plant Interactions [M]. London: Oxford University Press.

Janzen D H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests [J]. *Am. Nat.*, **104**: 501-528.

Kaufmann S, Mckey D B. 1991. Adaptations for a two-phase seed dis-

persal system involving vertebrates and ants in a Hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae) [J]. *American Journal of Botany*, **78** (7): 971 – 977.

King T J. 1977a. The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands: Ⅰ. Patterns of species in relation to ant-hills in Southern England [J]. *Journal of Ecology*, **65**: 235 – 256.

King T J. 1977b. The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands: Ⅱ. Succession on the mounds [J]. *Journal of Ecology*, **65**: 257 – 278.

King T J. 1977c. The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands: Ⅲ. Factors affecting the population sizes of selected species [J]. *Journal of Ecology*, **65**: 279 – 315.

Kjellsson G. 1985. Seed fate in a population of *Carex pilulifera* L.: Ⅱ. Seed predation and its consequences for dispersal and seed bank [J]. *Oecologia*, **67**: 424 – 429.

Larsen J A. 1980. The Boreal Ecosystem [M]. New York: Academic Press.

Li H J, Zhang Z B. 2000. Relationship between animals and plant regeneration by seed: Ⅰ. Object, methods and significance [J]. *Chinese Biodiversity*, **8** (4): 405 – 412. [李宏俊，张知彬. 2000. 动物与植物种子更新的关系——Ⅰ. 对象、方法与意义. 生物多样性, **8** (4): 405 – 412.]

Lu C H. 2001. Effect of rodents on seed dispersal [J]. *Chinese Journal of Ecology*, **20** (6): 56 – 58. [鲁长虎. 2001. 啮齿类对植物种子的传播作用. 生态学杂志, **20** (6): 56 – 58.]

Majer J D. 1982. Ant-plant interactions in the Darling botanical district of Western Australia [A]. In: Bucley R C. Ant-plant Interactions in Australia [M]. The Hague: Junk Press. 45 – 61.

Malozemova L A. 1970. Interrelations of ants with plants [J]. *Ekologiya*, **2**: 101 – 103.

Malozemova L A, Koruma N P. 1973. Effect of ants on soil [J]. *Ekologiya*, **4**: 450 – 452.

Masselink A K. 1980. Germination and seed population dynamics in *Melampyrum pratense* L [J]. *Acta. Bot. Neerl*, **29**: 451 – 468.

Milewski A V, Bond W J. 1982. Convergence of myrmecochory in Mediterranean Australia and South Africa [A]. In: Buckley R C. Ant-plant Interactions in Australia [M]. The Hague: Junk Press. 89 – 98.

Morales M A, Heithaus E R. 1998. Food from seed dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis* [J]. *Ecology*, **79**: 734 – 739.

O'Dowd D J, Hay M E. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: Seed escape from rodents [J]. *Ecology*, **61** (3): 531 – 540.

Pacini E. 1990. *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae) seed interactions with the ant *Messor structor* (Latr.), Hymenoptera: Formicidae [J]. *Acta Bot. Neerl*, **39**: 253 – 262.

Petal J. 1978. The role of ants in ecosystems [A]. In: Brian M V. Production Ecology of Ants and Termites [M]. Cambridge, England: Cambridge University Press. 293 – 325.

Petal J, Jakubczyk H, Wojcik Z. 1967. L'influence des fourmis sur la modification des sols et des plantes dans le milieu des prairies [A]. In: Phillipson J. Methods of Study in Soil Ecology [C]. Paris: Proceedings of the Paris Symposium, UNESCO. 235 – 240.

Piehl M A. 1962. The parasitic behavior of *Melampyrum lineare* and a note on its seed color [J]. *Rhodora*, **64**: 15 – 23.

Price M V, Jenkins S H. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers [A]. In: Murray D R. Seed Dispersal [M]. Orlando, Florida, USA: Academic Press. 191 – 235.

Rice R, Westoby M. 1986. Evidence against the hypothesis that ant-dispersed seeds reach nutrient-enriched microsites [J]. *Ecology*, **67**: 1270 – 1274.

Scherba G. 1962. Mound temperatures of the ant *Formica ulkei* Emery [J]. *American Midland Naturalist*, **67**: 373 – 385.

Sernander R. 1906. Entwurf einer Monographie der europaischen Myrmekochoren [Z]. *Kungliaga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, **41**: 1 – 410.

Shetron S. 1969. Variation in Jack pine growth by individual soil taxonomic units in Baraga County, MI [J]. *MTU Ford Forest. Res. Notes*, **5**: 1 – 25.

Slingsby P, Bond W J. 1985. The influence of ants on the dispersal distance and seedling recruitment of *Leucospermum conocarpodendron* (L.) Buek (Proteaceae) [J]. *S. Afr. J. Bot.*, **51**: 30 – 34.

Talbot M. 1953. Ants of the old field community on the Edwin S. George Reserve, Livingston County, Michigan [J]. *Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology, University of Michigan*, **63**: 1 – 13.

Turnbull C L, Culver D C. 1983. The timing of seed dispersal in *Viola nutallii*: Attraction of dispersers and avoidance of predators [J]. *Oecologia*, **59**: 360 – 365.

Ulbrich E. 1939. Deutsche Myrmekochoren [J]. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, **118**: 1 – 60.

Wells T C, Sheail E J, Ball D F, *et al*. 1976. Ecological studies on the Porton Ranges: Relationships between vegetation, soils and land-use history [J]. *Journal of Ecology*, **64**: 589 – 626.

Westoby M, Rice B, Shelley J M, *et al*. 1982. Plants' use of ants for dispersal at West Head, N. S. W [A]. In: Buckley R C. Ant-plant Interactions in Australia [M]. The Hague: Junk Press. 75 – 87.

Willmer P G, Stone G N. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers [J]. *Nature*, **388**: 165 – 167.

Wilson E O. 1971. The Insect Societies [M]. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Winn A A. 1989. Using radionuclide labels to determine the post-dispersal fate of seeds [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **4**: 1 – 2.

Wu Z Y. 1983. Vegetation of China [M]. Beijing: Science Publishing House. [吴征镒. 1983. 中国植被. 北京：科学出版社.]

Yeaton R I, Bond W J. 1991. Competition between two shrub species: Dispersal differences and fire promote coexistence [J]. *Am. Nat.*, **138**: 328 – 341.

Zhang Z Y. 2001. Study on mutualism between ants and *Codariocalyx motorius* [D]. Ph.D. dissertation of Southwest Agricultural University. [张智英, 2001. 蚂蚁与舞草互惠共生关系研究. 西南农业大学博士学位论文.]

Zhang Z Y, Cao M, Yang X D, *et al*. 2001. *Codariocalyx motorius* seed removed by ants in Xishuangbanna [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **21** (11): 1847 – 1853. [张智英, 曹 敏, 杨效东, 等. 2001. 舞草种子的蚂蚁传播. 生态学报, **21** (11): 1847 – 1853.]